УДК 591.471.274:[595.745+595.78]

Д. Л. Гродницкий

СКЛАДЫВАНИЕ КРЫЛЬЕВ У РУЧЕЙНИКОВ И ЧЕШУЕКРЫЛЫХ (INSECTA, PHRYGANEIDA, PAPILIONIDA)

Морфология крыльев ручейников и бабочек исследуется давно. Подробно изучено жилкование, форма крыла, строение сцепочного аппарата многих видов (Кузнецов, 1915; Comstock, 1918; Tillyard, 1918; Ross, 1956). В гораздо меньшей степени описана система складывания крыльев, неясен вопрос о гомологии многих складок, противоречива их номенклатура, практически отсутствует представление об эволюции складывания машущей поверхности. Предлагаемая работа представляет собой попытку осветить указанные пробелы. Автор выражает свою чрезвычайную признательность М. В. Козлову и В. Д. Иванову за определение и предоставление материала, а также А. П. Пузырю и П. П. Морозову за незаменимую помощь в работе.

Материал и методика. Морфология крыльев изучена у 39 видов из 19 семейств ручейников и 57 видов из 30 семейств чешуекрылых, собранных в различных регионах Советского Союза. Для исследования внутреннего строения крылья заливали в парафин-воск с последующим изготовлением полутонких срезов и изучением их под световым микроскопом. Отдельные фрагменты внутренней морфологии исследовали с помощью электронного микроскопа. Предназначенное для этого крыло обезвоживали, замораживали и делали скол в интересующем месте. При изучении внешнего строения расправленные крылья помещали в ксилол или спирт между двумя предметными стеклами, после чего зарисовывали препарат, изображение которого проецировалось на бумагу через фотоувеличитель. Конфигурацию сложенных крыльев устанавливали на особях, фиксированных спиртом, с помощью бинокулярного микроскопа МБС-9. Для определения особенностей деформации функционирующей машущей поверхности проводили фото- и киносъемку закрепленного и свободного полета особей, принадлежавших к 32 видам чешуекрылых, с помощью фотоаппарата «Зенит-Е» при освещении объекта импульсной лампой-вспышкой и кинокамер СКС-1М-16 и 16-СП-М. Аналогичные материалы по 15 видам ручейников любезно предоставлены в распоряжение автора В. Д. Ивановым.

Строение, номенклатура и генерализованное состояние складок. Строение складок на крыльях насекомых ранее подробно не обсуждалось. А. В. Мартынов (1924) определял складку как «узкую полоску утонченного хитина», сходной точки зрения придерживается и А. П. Расницын (1969). Однако изучение полученных срезов и данные электронной микроскопии показывают, что это справедливо лишь для складок, расположенных на вторично утолщенных передних крыльях ручейников, которым отчасти свойственна покровная функция. В остальных случаях место перегиба крыла не выделяется своей меньшей толщиной. Судя по всему, в складке существует некоторое внутреннее напряжение, обусловленное молекулярной ультраструктурой кутикулы и обеспечивающее автоматическую упаковку крыла при его отведении назад к вершине брюшка.

Обычно складку можно увидеть, рассматривая крыло на просвет, что обусловлено некоторой деформацией кутикулярной мембраны в месте прохождения складки. Ранее мы предложили понимать под складкой морфологически выраженную линию сгиба между двумя участками крыла, расположенными под углом друг к другу (Гродницкий, Козлов, 1990). Отнюдь не считая такое определение окончательным и исчерпы-

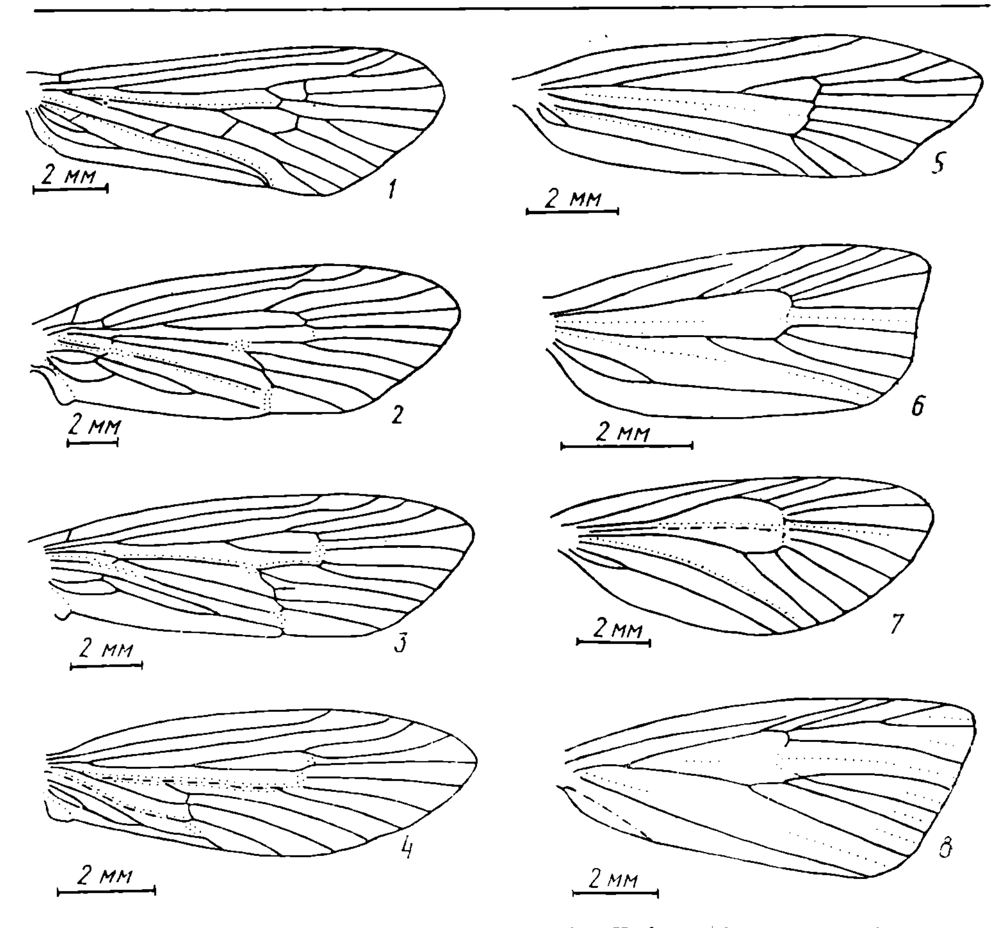


Рис. 1. Передние крылья ручейников и бабочек: *1 — Hydropsyche nevae* Kol. (Hydropsychidae); *2 — Phryganea bipunctata* Retz.; *3 — Agrypnia pagetana* Curt. (Phryganeidae); *4 — Lepidostoma hirtum* Fabr. (Lepidostomatidae); *5 — Nematopogon dorsiguttella* Ersch. (Adelidae); *6 — Laspeyresia pomonella* L. (Tortricidae); *7 — Illiberis sinensis* Walk. (Zygaenidae); *8 — Agriphila straminella* Den. et Schiff. (Crambidae). Пунктир — складки, штрих-пунктир — депигментированные жилки.

вающим, мы полагаем возможным использовать его, пока оно не будет усовершенствовано. Линия отгиба вершины крыла, имеющаяся у многих насекомых (поперечная складка в понимании А. К. Бродского (1987)), в свете этого определения не является складкой, поскольку морфологически не выражена: ее положение может быть установлено только по местам утоньшения жилок.

В настоящее время существуют три различных системы обозначений складок. А. Ф. Емельянов (1977) предлагает называть складку по впереди лежащей жилке. Несколько развивает это положение А. К. Бродский (1987, 1988). Однако его номенклатура отличается от предложенной Емельяновым в основном буквенными обозначениями и, на наш взгляд, не вносит существенного вклада в решение проблемы. Некоторое неудобство при использовании системы Емельянова вызвано тем, что одна и та же складка относительно близлежащих стволов жилкования может у разных насекомых проходить по-разному. Складка, сопровождая жилку, может пересекать ее, оказываясь то сзади, то спереди (рис. 1, *1—3*). У некоторых видов складка может быть выражена в виде полосы светлой депигментированной мембраны, проходящей по обе стороны ствола (рис. 1, *4*). Более того, жилки, связанные со складками, часто редуцируются. Например, у чешуекрылых обычна частичная

или полная утрата M и CuP (рис. 1, *5—8*). В этих случаях прямое использование принципа Емельянова приведет к тому, что одна и та же линия деформации получит разные названия, и медиальная складка превратится в складку радиального сектора, а заднекубитальная — в переднекубитальную. Представляется более оправданным при классификации складок использовать отношение их не к элементам жилкования, а к функциональным зонам машущей поверхности. Такая система обозначений приводится Р. Вуттоном (Wootton, 1979) и вызывает гораздо меньшее количество возражений. В то же время его номенклатура не систематизирована и поэтому неудобна в обращении. Ниже используется тот же принцип, что и в работах Вуттона, но при этом название складке дается, как предлагал А. В. Мартынов (1924), по тем полям, которые эта складка разграничивает, или по тому, в пределах которого она пролегает.

На крыльях наиболее генерализованных ручейников и бабочек присутствуют три складки. Первая, ремигиальная (plica remigialis, p. r) всегда располагается в зоне ремигиума, проходя вдоль M, а в случае утраты последней — за RS. Вторая, ремигио-анальная (p. remigio-analis, p. r-a) отделяет ремигиум от анальной зоны (клавуса), сопровождая CuP от начала до места ее впадения в край крыла. Третья складка, ано-югальная (p. ano-jugalis, p. a.-ju по Мартынову (1924)), является передней границей югума.

Роль последней, выпуклой складки детально разобрана в цитируемой работе А. В. Мартынова: она служит для сгибания крыла при его складывании вдоль тела. Первая и вторая складки — вогнутые и исходно не участвуют в перегибании крыла в позе покоя. Анализ данных кино- и фотосъемки летящих чешуекрылых и ручейников показывает, что во время полета их крылья деформируются по этим линиям в течение маха вверх. Тем самым достигается большая степень супинации машущей поверхности и, соответственно, большее значение силы тяги. Таким образом, складки на генерализованном крыле различны функционально. Ремигиальная и ремигио-анальная являются результатом адаптации к машущему полету и служат для наиболее аэродинамически выгодной деформации крыльев. Выпуклая ано-югальная складка появилась в связи с развитием складывания крыльев.

Эволюция системы складок. Увеличение абсолютных размеров особей, происходящее параллельно во многих ветвях Phryganeida и Papilionida, связано с возникновением на крыльях новых складок. В зависимости от своей длины они делятся на генеральные (термин А. Ф. Емельянова (1977)), проходящие от основания крыла до его маргинального края, и периферические, целиком располагающиеся в пределах дистальной трети машущей поверхности. Периферические складки служат упрочению крыльев, тогда как генеральные — вторичные — приспособлены для сгибания крыла в нерабочем состоянии и возникают, если даже укрупнение насекомых не сопровождается расширением их крыловой поверхности. Например, у *Rhyacophila nubila* Zett. и *Rh. tristic* Pict. имеются лишь три исходные складки. *Rh. vulgaris* Pict. отличается от предыдущих двух видов только более крупными размерами при практически идентичной форме машущей поверхности, однако ее задние крылья обладают двумя дополнительными складками, по которым крыло перегибается в состоянии покоя.

Расширение машущей поверхности, весьма обычное у Amphiesmenoptera, происходит двумя различными путями у ручейников и чешуекрылых. У Phryganeida относительному увеличению подвергается лишь ано-югальная область задних крыльев, называемая ваннусом, тогда как все переднее крыло и ремигиум заднего остаются сравнительно неизменными. У бабочек, напротив, изменяется форма как переднего, так и заднего крыльев. Расширение машущей поверхности в большинстве случаев вызывает необходимость ее компактной упаковки в нерабочем состоя-

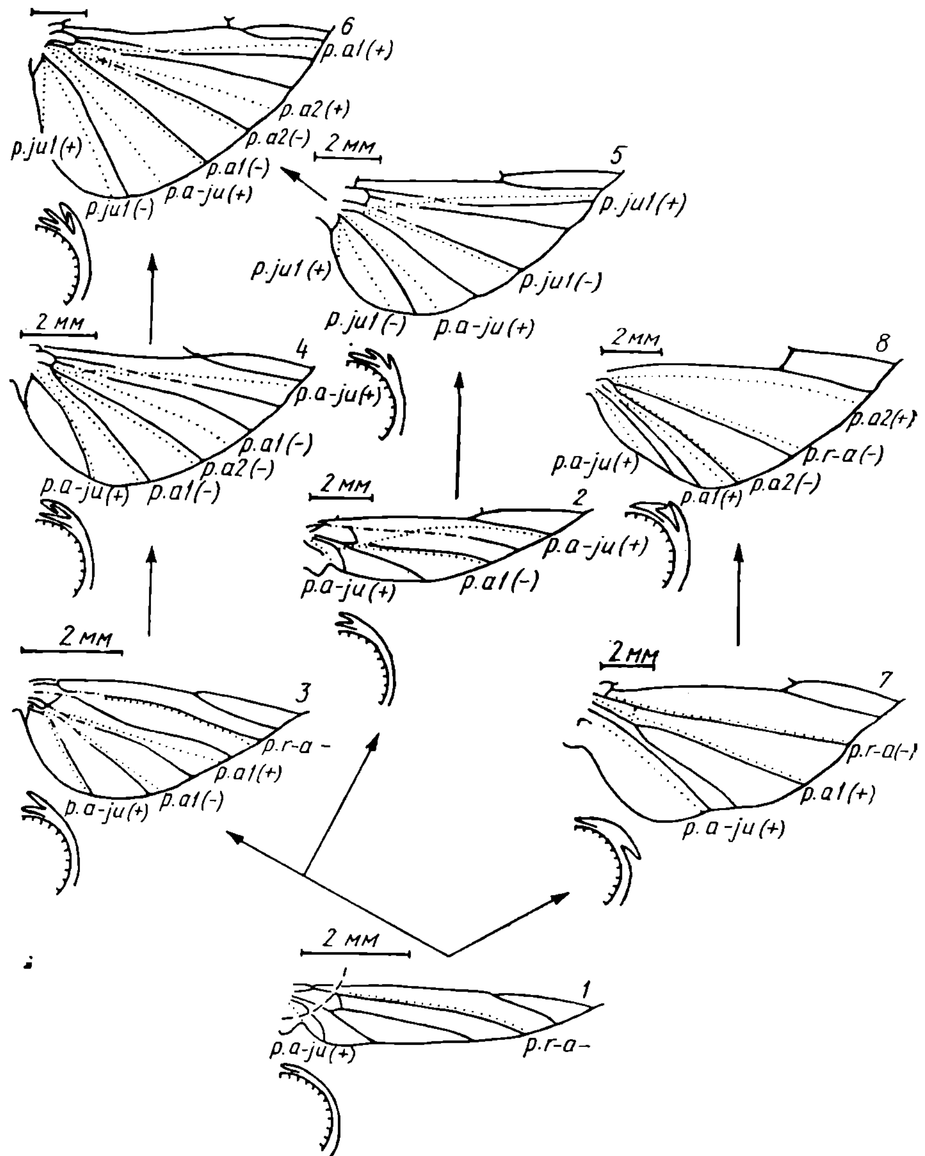


Рис. 2. Эволюция складывания задних крыльев ручейников: *1 — Rhyacophila tristis* Pict.; *2 — Rhyacophila vulgaris* Pict. (Rhyacophilidae); *3 — Silo nigricornis* Pict. (Goeridae); *4 — Chaetopteryx villosa* F.; *5 — Anabolia laevis* Zett.; *6 — Glyphotaelius pellucidus* Retz. (Limnephilidae); *7 — Phryganea bipunctata* Retz. (Phryganeidae); *8 — Ganonema extensum* Mart. (Calamoceratidae). Под каждым крылом представлена схема его поперечного среза в сложенном состоянии; место среза обозначено на рис. 2, *1* штриховой линией.

нии и, следовательно, появление новых складок на задних крыльях. Разные способы увеличения площади крыльев предполагают наличие у Phryganeida и Papilionida разных систем их складывания, поэтому представляется целесообразным рассмотреть эволюцию складок у ручейников и бабочек по отдельности.

Складывание крыльев Phryganeida. Крылья генерализованных видов в состоянии покоя перегибаются лишь по выпуклой ано-югальной складке (рис. 2, *1*). Увеличение размеров тела и расширение ваннусов задних крыльев ведет к возникновению на них двух вторичных складок:

выпуклой и вогнутой (рис. 2, *2, 3*). Их положение относительно стволов жилкования различно у разных видов. Например, в ряду переходных форм *Apatania wallengreni* McL., *Silo nigricornis* Pict., *Brachycentrus subnubilus* Curt., *Rhyacophila vulgaris* Pict. можно проследить, как выпуклая складка, пересекая сначала PCu, а затем и CuP, постепенно перемещается вперед, приближаясь вплотную к переднекубитальному стволу. Жилки в местах пересечения значительно депигментируются и размягчаются. Случаи, когда складка пересекает CuA, не отмечены.

Один из воможных вариантов наименования вторичных генеральных складок — plica analis 1(+) и p. a1(—), где знаком обозначается выпуклость и вогнутость складок, цифрой — очередность их возникновения в процессе развития системы складывания крыльев, а скобками — участие в складывании.

Перемещаясь к CuA, выпуклая анальная складка у большинства ручейников пересекает вогнутую первичную p. r-a-. Пересечение складок приводит к возникновению на крыле ограниченной ими треугольной зоны. Очевидно, передача управляющих усилий от аксиллярных склеритов на эту зону затруднена, что вызывает возможность появления нежелательных деформаций крыла при его складывании либо во время полета. Насекомое может избежать пересечения складок, утратить одну из них. Вероятно, это и послужило причиной редукции ремигио-анальной складки, которая исчезла у многих видов. Другой способ предохранить складки от перекрещивания среди изученных ручейников отмечен лишь у *Ceraclea nigronervosa* Retz. У этого вида p. r-a- оттесняется к переднекубитальному стволу, располагаясь между CuA и p. a1(+).

Дальнейшее расширение ано-югальной области приводит к появлению еще двух пар складок. У части ручейников увеличивающийся ваннус приобретает p.a.2(+), проходящую между p.a1(+) и p.a1(—), и p.a2(—), расположенную между p.a1(—) и p.a—ju(+) (рис. 2, *4*). У других Phryganeida, имеющих более широкий югум, развиваются вторичные югальные складки p.ju1(+) и p.ju1(—) (рис. 2, *5*). И, наконец, у ручейников с наиболее широкой ано-югальной зоной задние крылья в покое перегибаются по всем семи описанным складкам (рис. 2, *6*).

Все выделенные выше модификации системы складывания крыльев имеют общую основу. Управление движениями ваннуса и сворачиванием крыла при отведении его назад к вершине брюшка осуществляются при повороте вверх дистального плеча третьего аксиллярного склерита (3Ax). Механические усилия передаются со склерита на основание второй анальной жилки, которая в своей проксимальной части, как правило, имеет заметный изгиб, от которого расходятся все складки, участвующие в упаковке крыла.

Иначе происходит складывание машущей поверхности у видов сем. Phryganeidae и некоторых других. У них передаточным звеном между 3Ax и складками служит не 2A, а основание PCu (рис. 2, *7*). При этом в отличие от первой системы, здесь в складывании крыла вторично принимает участие p.r-a-. Дальнейшее развитие машущей поверхности фриганевидного типа приводит к образованию еще одной пары складок, которые можно назвать p.a2(—) и p.a2(+) (рис. 2, *8*).

Таким образом, у ручейников отмечаются две системы складывания ано-югальной зоны, различающиеся по месту приложения управляющих усилий в проксимальной части крыла. Различное прохождение складок обуславливает и некоторые различия в жилковании базальной области: в первом случае часто редуцируются основания PCu и 1A, во втором — 1 и 2A. Тем не менее в обоих случаях наблюдается формирование морфологически сходной структуры, передающей воздействие с 3Ax на складки,— коленчатого изгиба проксимальной части ствола.

Складывание крыльев Papilionida. В генерализованном состоянии задние крылья бабочек, как и у ручейников, перегибаются в покое только по ано-югальной складке (рис. 3, *1*). Некоторая модификация такого

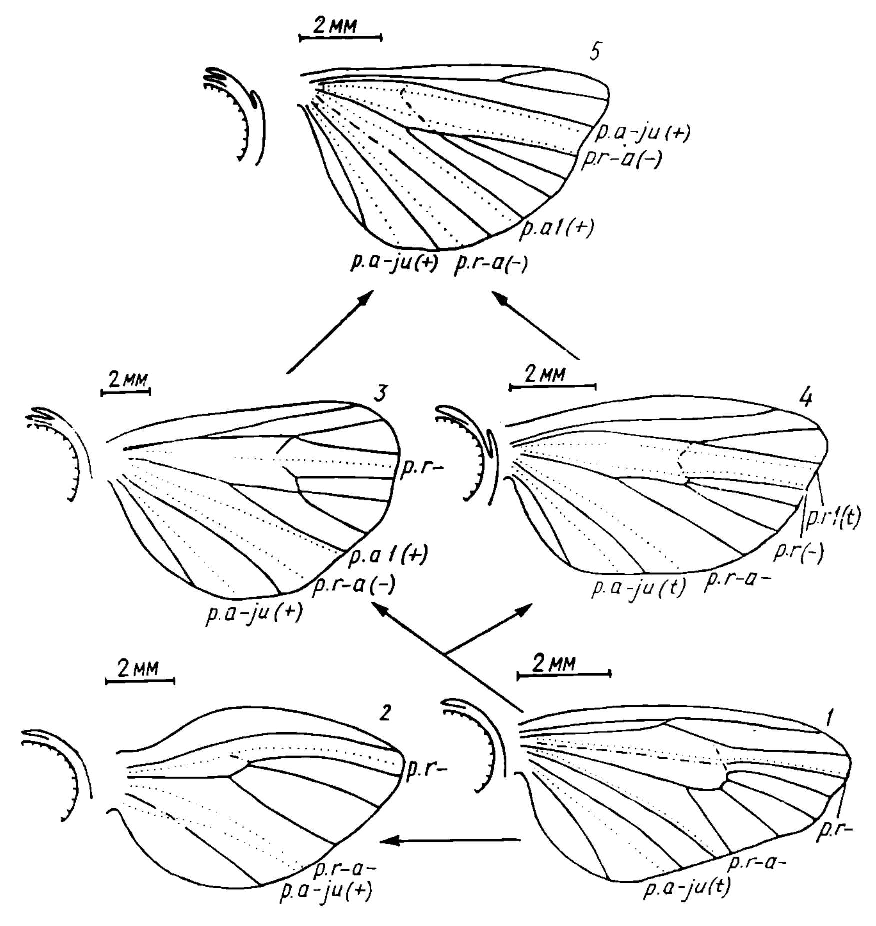


Рис. 3. Эволюция складывания задних крыльев бабочек: *1* — *Illiberis sinensis* Walk. (Zygaenidae); *2* — *Syntomis phygea* L. (Syntomidae); *3* — *Phragmatobia fuliginosa* L. (Arctiidae); *4* — *Archips podana* Scop. (Tortricidae); *5* — *Margaritia sticticalis* L. (Pyralidae).

способа складывания обнаружена у *Syntomis phygea* L., на задних крыльях которой p.a-ju(+), беря начало позади основания анальной жилки, затем перемещается вперед и, пересекая А, выходит на край крыла непосредственно за p.r-a- (рис. 3, *2*). В результате у ложнопестрянки образуется система складывания, внешне сходная с таковой многих ручейников.

Расширение машущей поверхности вначале приводит к возникновению вторичной генеральной складки p.a.l(+), причем крылья приобретают способность сгибаться также вдоль p.r.(—) и p.r-a(—), то есть по складкам, которые предположительно первично несли лишь аэродинамическую функцию, не участвуя в складывании (рис. 3, *3*). Расширение ремигиума сопровождается образованием на нем дополнительной p.rl(+), проходящей спереди от p.r(—) (рис. 3, *4*). В итоге у видов с наиболее развитым складыванием отмечается до пяти складок, вовлеченных в свертывание заднего крыла (рис. 3, *5*). Эти складки, иногда в различных наборах, характерны для многих Tortricidae, Crambidae, Pyralidae, Choreutidae, Limacodidae, Noctuidae, Arctiidae, Lymantriidae и других чешуекрылых, крылья которых в позе покоя уложены вдоль тела. Таким образом, способы складывания крыльев заметно отличаются у ручейников и у бабочек, что связано с наличием у них двух альтернативных путей расширения машущей поверхности.

Складки, присутствующие на крыльях генерализованных ручейников и бабочек, очевидно, отражают исходное строение крыльев предка Amphiesmenoptera. Возможно, что они вообще первичны для крылатых насекомых. Так, по существующей точке зрения, крылья Pterygota приобрели способность к складыванию еще до того, как развился активный машущий полет (Историческое развитие..., 1980; Расницын, 1976, 1980). Одновременно должна была возникнуть и ано-югальная складка. Появление двух вогнутых первичных складок (ремигиальной и ремигио-анальной) могло произойти несколько позже в связи со становлением полета на основе взмахов. Таким образом, на крыльях предков Pterygota должны были присутствовать три линии деформации: p.r-, p.r-a- и p.a-ju(+). Косвенно это подтверждается конфигурацией маргинального края крыла ранних ископаемых насекомых. Дело в том, что у современных видов место пересечения складки и костальной жилки часто маркируется выемкой (Гродницкий, Козлов, 1990). Очевидно, что облегчает деформацию крыла по данной складке. Аналогичные выемки в непосредственной близости с окончанием CuP намечены и на крыльях карбоновах Protoptera (Расницын, 1980), что свидетельствует о наличии у них ремигио-анальной линии деформации крыла и, следовательно, машущего полета.

Бродский А. К. Строение и функциональное значение жилок и складок крыльев насекомых // Морфологические основы филогении насекомых.— Л.: Наука, 1987.— С. 4—19.— (Тр. Всесоюз. энтомол. о-ва; Т. 69).

Бродский А. К. Механика полета насекомых и эволюции их крылового аппарата.— Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1988.— 208 с.

Гродницкий Д. Л., Козлов М. В. Функциональная морфология крыльев некоторых представителей подотряда Papilionina (Lepidoptera) // Вестн. зоологии.— 1990.— № 2.— С. 58—64.

Емельянов А. Ф. Гомология крыловых структур у цикадовых и примитивных Polyneoptera // Морфологические основы систематики насекомых.— Л : Наука, 1977.— С. 3—48.— (Тр. Всесоюз. энтомол. о-ва; Т. 58).

Историческое развитие класса насекомых / Б. Б. Родендорф, А. П. Расницын, В. В. Жерихин и др.— М.: Наука, 1980.— 272 с.— (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР; Т. 175).

Кузнецов Н. Я. Насекомые чешуекрылые. Insecta, Lepidoptera. Введение. Danaidae (Pieridae+Leptalidae auct.) // Фауна России и сопредельных стран.— Петроград, 1915.— Т. 1, вып. 1.— 336 с.

Мартынов А. В. О двух типах крыльев насекомых и их эволюции // Рус. зоол. журн.— 1924.— 4, вып. 1—2.— С. 155—185.

Расницын А. П. Происхождение и эволюция низших перепончатокрылых.— М.: Наука, 1969.— 196 с.— (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР; Т. 123).

Расницын А. П. О ранней эволюции насекомых и происхождения Pterygota // Журн. общ. биол.— 1976.— 37, № 4.— С. 543—555.

Расницын А. П. Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых.— М.: Наука, 1980.— 192 с.— (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР; Т. 174).

Comstock J. H. The wings of insects.— N. Y.: Ithaca Pr., 1918.— 430 p.

Ross H. H. The evolution and classification of the mountain caddisflies.— Urbana: Un. Illinois Pr., 1956.— 213 p.

Tillyard R. J. The panorpoid complex. Pt. 1. The wing-coupling apparatus with special reference to the Lepidoptera // Proc. Linn. Soc. New South Wales.— 1918.— 43, pt. 2, N 170.— P. 286—319.

Wootton R. J. Function, homology and terminology in insect wings // Syst. Entomol.— 1979.— 4, N 1.— P. 81—93.

Институт леса и древесины СО АН СССР
(660036 Красноярск)

Получено 28.05.90

Складання крил у волохокрилих та лускокрилих комах (Insecta, Phryganeida, Papilionida). Гродницький Д. Л.— Вісн. зоол., 1991, № 5.— Результати порівняльного вивчення крил та їх рухів під час польоту у волохокрилих та лускокрилих. Виділено основні шляхи еволюції складання крил. Обговорюються будова, номенклатура, функції та вихідний стан складок.

Wing Folding in Caddis Flies and Moths (Insecta, Phryganeida, Papilionida). Grodnitsky D. L.— Vestn. zool., 1991, N 5.— Results of a comparative study of wing morphology and flying movements in caddis flies and moths. The principal possible ways of hind wing folding evolution are suggested. The structure, nomenclature, functions and primary fold state are discussed.

УДК 591.483:591.46:599.537

О. В. Нечаева

СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ВЕГЕТАТИВНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ ГЕНИТАЛИЙ САМОК КИТООБРАЗНЫХ

Проблема нервной регуляции воспроизводства, являющаяся важнейшей в репродуктивной биологии, требует для своего решения глубоких знаний морфологии нервного аппарата органов половой сферы. На протяжении ряда лет мы занимаемся исследованием морфологического субстрата нервной регуляции воспроизводства у самок морских млекопитающих. Сведения по этому вопросу в литературе практически отсутствуют. В то же время нет сомнения в том, что для глубокого понимания основных черт поведения и жизнедеятельности таких специализированных животных как китообразные, подобные знания необходимы.

Предметом настоящего исследования являлась морфология интрамуральной нервной системы внутренних гениталий, а в ряде случаев и анатомия источников иннервации. В представленной работе сделана попытка обобщить и проанализировать сведения, полученные при изучении иннервации внутренних половых органов самок 4 видов китообразных (*Delphinus delphis* L., *Phocaena phocaena* L., *Tursiops truncatus* M., *Delphinapterus leucus* Pal.). Для выявления интраорганных нервных структур была применена классическая импрегнационная методика Бильшовского—Грос в различных модификациях.

Анализ полученных данных свидетельствует о наличии архаических черт организации нервного аппарата репродуктивной системы исследованных животных. Это прежде всего отсутствие в составе интраорганного нервного сплетения инкапсулированных рецепторов и преобладание в нем примитивно устроенных диффузных поливалентных окончаний, рыхлое строение интрамуральных ганглиев и наличие в последних значительного количества малодифференцированных нейронов, а также рассыпной тип строения тазового сплетения — основного источника иннервации внутренних гениталий. Представление об указанных чертах строения нервной системы как о филогенетически более ранних отражено во многих морфологических работах.

Материалы сравнительных нейро-морфологических исследований свидетельствуют, что у низших позвоночных рецепторные структуры имеют упрощенное строение. На определенных этапах филогенеза основным рецепторным аппаратом является поливалентный древовидно-ветвящийся рецептор. На высших этапах филогенеза в процессе расщепления и дифференциации рецепторных систем появляются новые формы чувствительных нервных окончаний (кустики, клубочки), имеющие, по-видимому, специализированные функции в соответствии с новыми экологическими условиями (Победоносцев, 1953; Гилинский, 1958).

Та же тенденция к преобразованию рецепторных форм из диффузных в более компактные образования имеет место и в онтогенезе. Ряд исследователей отметили усложнение чувствительных нервных окончаний различных органов в постнатальном периоде (Долго-Сабуров, 1949; Куприянов, 1959; Колосов, 1954 и др.).